ПАРАЗИТОЛОГИЯ, XIX, 5, 1985

УДК 576.89 : 597.5

ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ПАРАЗИТОВ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ[1]

К. Р. Кеннеди

Экологическая паразитология обязана своему возникновению как самостоятельной дисциплины новаторской и классической работе В. А. Догеля «Общая паразитология» (первое издание — 1941 г., второе — 1947 г., третье посмертное издание — 1962 г., немецкое издание — 1963 г. и английское — 1964 г.), в которой он обобщил свои идеи и опыт и заложил основы этого направления. Он сделал упор на изучение паразитоценозов.[2] Наравне с другими научными дисциплинами экологическая паразитология видоизменялась; особенно сильно она развилась за последние годы, когда была осуществлена, как Догель и предвидел, большая работа в области динамики популяции паразитов. Причем эта работа напоминала информационный взрыв, большая часть материала по которому была собрана вне плана и без системы. Поэтому, как и в других разделах науки, необходимо сделать остановку и теоретически осмыслить все сделанное по популяционной динамике паразитов. Это необходимо также, чтобы создать базис для лабораторных исследований, которые дали бы возможность оценить результаты полевых наблюдений. Там, где обнаруживаются противоречия в теории и практике, необходимо найти тому объяснения и наметить пути дальнейших исследований. Учитывая это, я сконцентрирую внимание именно на таких противоречиях и на перспективах дальнейших исследований. В основном я буду черпать примеры из паразитологии рыб частично потому, что невозможно использовать материал по паразитам всех животных, частично потому, что я более знаком с пресноводными паразитарными системами, частично потому, что, как мне представляется, в этой области особенно много противоречий между теорией и данными, собранными в полевых условиях.[3]

РАЗВИТИЕ ТЕОРИИ

Наиболее важные достижения в области популяционной биологии паразитов связаны за последние годы с разработкой математических моделей. После новаторских работ Крофтона (Crofton, 1971) Андерсон и Мей (Anderson, May, 1978, 1979, 1981) и Мей с Андерсоном (May, Anderson, 1978, 1979) построили ряд моделей, создавших теоретическую базу для исследования взаимоотношений популяций хозяина и паразита. Они показали, что популяции паразита как в настоящем, так и в прошлом вступали и вступают в определенные отношения с популяцией хозяина, что приводит к взаимному регулированию обеих популяций и к определенному равновесию компонентов системы. Это равновесие создается благодаря перерассеянному распределению паразитов, размножению и элиминации численности паразитов, определяющих численность их популяции, а также определяемой численностью паразитов смертности хозяина, которая усиливается такими дестабилизирующими факторами, как воздействие паразита на воспроизводство хозяина, как бесполое размножение паразитов и как задержка в прохождении жизненного цикла хозяина. В серии указанных работ эти факторы изучены с большой тщательностью. Андерсон (1982) исследовал зависимость между динамикой заражаемости и регуляцией численности паразита и выявил важность определения показателей размножения паразита для понимания процессов популяционной биологии. Эти процессы, воздействующие на особенности распределения паразита и на динамичность его перерассеянного распределения, исследованы в работе Андерсона и Гордона (Anderson, Gordon, 1982), которые также подчеркнули важность элиминационной роли паразитов в качестве регуляторного фактора в популяции хозяина. Влияние изменчивости восприимчивости хозяина к заражению на динамику хозяино-паразитных отношений было смоделировано Мак Каллумом и Андерсоном (McCallum, Anderson, 1984).

---

[1] Доклад, прочитанный на научном семинаре группы по изучению паразитических червей Зоологического института АН СССР 4 октября 1984 г.

[2] У В. А. Догеля — «паразитофауна». Термин «паразитоценоз» он не употребляет (прим. ред.).

[3] Примеры преимущественно взяты из английской и американской литературы, не всегда доступной советскому читателю (из письма автора в редакцию).

Вопросы коэволюции хозяина и паразита также подверглись изучению. Андерсон и Мей (1982) показали, что эволюционное равновесие системы может быть достигнуто на уровне средней вирулентности паразита. Поскольку эта вирулентность, как правило, коррелирует с показателями его размножения и успеха самого размножения, то достижение умеренной вирулентности представляет собой более устойчивую стратегию, чем высокая вирулентность или ее полное отсутствие. Все больше набирается фактов, подтверждающих возможность роли паразитов в эволюции хозяев наравне с такими факторами, как хищники: они оказывают также влияние на отбор в популяциях хозяина и способствуют возникновению той генетической разнокачественности, которая наблюдается у хозяев (Hamilton, 1982).

Эти попытки моделирования способствовали проведению ряда экспериментальных исследований, задачей которых было определение некоторых параметров популяции; оно оказалось необходимым для понимания хозяино-паразитных отношений. Среди них следует назвать данные о плодовитости паразита, о способности его к заражению, о смертности хозяев, вызываемой паразитами. Исследования были осуществлены пока на сравнительно ограниченном числе паразитов, но и это позволило получить вполне репрезентативные данные на разных стадиях жизненного цикла паразита. Например, исследования гиродактилуса (Scott, 1982; Scott, Robinson, 1984; Scott, Anderson, 1984), ихтиофтириуса (McCallum, 1982), трематоды Transversotrema (Anderson e. a., 1977, 1978) и цестоды Hymenolepis (Keymer, 1981; Keymer, Anderson, 1979) показали влияние таких факторов, как заражаемость, иммунологические реакции хозяина, плодовитость паразита и смертность хозяина, вызванная паразитом, на динамику популяции последнего. Во всех случаях экспериментальные данные показали совпадаемость с показателями математических моделей.

Эта совпадаемость не очень удивительна, в то же время она показывает некоторую ограниченность моделирования. Хотя эти модели могут выявить некоторые закономерности (May, 1982), но как они, так и экспериментальные данные имеют свои достоинства и недостатки. Они могут показать, как отдельные факторы влияют на динамику популяции паразита и как они действуют, взятые изолированно. Усложнения могут быть введены позже и постепенно. В этом их преимущество перед полевыми исследованиями, поскольку могут выявить, например, влияние какого-нибудь климатического фактора, или другого вида из числа конкурентов или хищников. В то же время совершенно ясно, что они невероятно упрощены и тем самым нереалистичны. Они касаются, как правило, одного хозяина или одной паразитарной системы, обычно проводятся в условиях неестественно высокой заражаемости; при этом не принимаются во внимание климатические условия в целом и другие факторы, влияющие на хозяино-паразитные отношения. Моделирование и вспомогательные эксперименты могут показать, что может произойти в нереальном мире, в то время как паразиты и их хозяева существуют в очень сложном реальном мире, в котором климат и другие сочлены биоценоза могут влиять и фактически влияют на них, где каждое взаимоотношение паразита и хозяина является уникальным и происходит в свойственной им среде обитания. Это мир, в котором каждое изменение в пищевом режиме хозяина может быть столь же существенным для распределения паразита, как и генетическая или иммунологическая разнокачественность хозяина (Crompton e. a., 1984), и в котором смертность хозяина, вызванная паразитом, может способствовать распространению последнего сильнее, чем его элиминации (Holmes, 1982).

Лабораторные эксперименты, которые страдают теми же недостатками, как и моделирование, могут снабдить теорию только частичным материалом. Это справедливо и в отношении тех исследований, которые осуществляются на домашних и других искусственно выращиваемых животных, поскольку в этих условиях уровни заражения искусственно завышены, а хозяева генетически менее разнокачественны, чем популяции диких животных. Правомочен вопрос: насколько модели и теоретические соображения способны охарактеризовать или предсказать хозяино-паразитные отношения в природных условиях, при которых и хозяин, и паразит обладают высокой генетической разнокачественностью, испытывают влияние климата и воздействие других животных разных видов и где возможность заражения и популяция паразита могут быть крайне разнообразны.

Паразитарные системы в природных условиях. По причинам, указанным выше, этот раздел построен преимущественно на материале по паразитам пресноводных рыб. В этом есть определенное преимущество благодаря наличию большого, хотя и ограниченного по ряду показателей материала. Многие исследования по природным популяциям паразитов ограничены во времени и часто касаются лишь какого-то одного вида хозяина, в то время как известно, что паразиты могут иметь сложный цикл развития, нескольких хозяев и длительный период жизни одной генерации. В то же время изучение пресноводных рыб имеет ряд преимуществ, так как их биотопы обычно ограничены благодаря наличию непреодолимых преград, образованных сушей или морем. Поэтому можно предполагать, что поток генов между биотопами незначителен и условия благоприятствуют возникновению местных генофондов, которые находятся под воздействием местных условий и тем самым отличаются от других сходных генофондов.

Влияние изоляции. Естественно при этом, что возникают существенные различия между подобными биотопами даже в отношении взаимодействия одних и тех же видов рыб и паразитов. Имеется много примеров различий в динамике популяций одного и того же вида паразита в различных биотопах. Однако поскольку популяции паразитов рыб находятся под сильным воздействием разнообразных биотических и абиотических факторов, которые меняются от биотопа к биотопу. Очень трудно установить, насколько эти различия обусловлены генетически в противоположность фенотипическим различиям (Kennedy, в печати). Примеры возникновения штаммов паразитов обычно связаны с различиями в специфичности и степенью географической изоляции и поэтому часто могут быть стадиями дальнейшей специализации, а не примером местных различий в генофондах (Кеннеди, в печати).

Лучшие примеры местных генетических различий приведены в отношении гвоздичниковых (Cestodes, Caryophyllaeidae). Мацкевич (Mackiewicz, 1981) показал, что у некоторых видов гвоздичников часто наблюдается полиплоидия и что наличие разных генотипов в разных биотопах означает различия в воздействии отбора на изолированные популяции: одни виды генетически более разнокачественны, чем другие. Хотя возможно, что эти различия должны отразиться, хотя бы частично, на динамике популяции этих видов благодаря генетической разнокачественности местных популяций, но, к сожалению, такие обстоятельства еще не доказаны. Таких сравнительных исследований еще не осуществлено, поэтому невозможно установить, широко ли распространены такие генетические различия между популяциями паразитов рыб и как они связаны с популяционной биологией.

Существование регуляторного механизма. Накапливается все большее количество данных, полученных главным образом на основе лабораторных исследований систем «рыба—паразит», указывающих, что популяции паразитов находятся под воздействием регуляторных механизмов. Внутривидовая конкуренция выявлена у скребня *Leptorhynchoides thecatus* (Usnanski, Nickol, 1982). Установлено, что иммунологические и иные реакции рыб при заражении трипанозомами, ихтиофтириусом (Hines, Spira, 1974; McCallum, 1982) и гиродактилусом (Scott, Robinson, 1984) влияют на популяцию паразитов при высокой интенсивности заражения, хотя еще надо доказать генетическую основу этих реакций. Гибель хозяина, вызванная паразитами, отмечена для ряда видов (Gordon, Rau, 1982; Halvorsen, Anderson, 1984, и др.), хотя во многих случаях такая гибель, скорее, способствует переходу паразита на другие особи хозяина, а не регулирует численность популяции паразита. Очень широко в этих популяциях распространено перерассеянное распределение, хотя значение разнокачественности рыб как иммунологической, так и генетической, а также механизма, способствующего превращению паразита в возбудителя болезни, пока еще не раскрыто.

В то же время многие полевые исследования подтверждают, что почти все популяции паразитов рыб нерегулируемы и нестабильны, и что уровень их численности определяется возможностью заражения (Kennedy, 1977). Более поздние исследования подкрепляют эту точку зрения (Aho e. a., 1981). Лишь в отдельных случаях популяции представляются стабильными (Kennedy, Rumpus, 1977) или регулируемыми (Holmes e. a., 1977), но это, скорее, исключения, а не правило.

Даже если моделирование и предсказывает наличие регуляторных процессов и равновесной системы и лабораторные опыты выявляют соответствующее участие регуляторного механизма, такая возможность в природных условиях редко реализуется. Это, по-видимому, связано с тем, что в таких условиях действует сложный комплекс факторов, а также, что в них наблюдается значительно более низкий уровень заражаемости. Физиологические, иммунологические и пищевые факторы, обусловлены ли они или не обусловлены генетически, по-видимому, определяют восприимчивость рыбы к заражению: но если интенсивность заражения низкая и рыба ее переносит спокойно, они себя не проявляют. Все же ясно на основании литературных данных, что правильно поставленных полевых исследований совершенно недостаточно. Так, очень скудны данные по плодовитости и по внутривидовой конкуренции паразитов, по уровню заражаемости, по смертности хозяина, вызванной паразитом, и по эффективности иммунологических реакций в природных условиях.

Неравновесные системы. Отсутствие полевых данных, подкрепляющих сведения, полученные с помощью моделирования, по-видимому, свидетельствует о том, что паразитарные системы в природных условиях гораздо сложнее, чем в лаборатории, и что паразит может существовать в неравновесном состоянии. Такая точка зрения высказана Прайсом (Price, 1980). Он выдвинул концепцию пятнистости и способности паразита использовать мелкие биотопы; он также допускает, что заселение новых биотопов и вымирание — явления частые в жизни паразитов, поскольку возможность заселения таких клочков всегда очень низка и кратковременна. Поэтому паразиты часто образуют нестабильные системы и могут существовать в неравновесном, несбалансированном состоянии. Он считает, что поскольку такие системы не сохраняются на длительное время, они, по-видимому, не оказывают сильное отбирающее воздействие на хозяина и не оказывают значительного влияния на генетическую его разнокачественность.

Такие взгляды подкрепляются исследованиями по паразитам рыб в небольшом оз. Слептон, осуществленными нами в течение 12 лет (Кеннеди, 1981; Kennedy, в печати). Прогрессирующая эвтрофикация этого озера, вызванная интенсивным сельским хозяйством, привела к изменению состава рыб в озере, к увеличению численности популяции плотвы Rutilus rutilus и к обострившейся внутривидовой конкуренции, в то же время численность других видов рыб уменьшилась в силу межвидовой конкуренции. Проникновение в озеро вместе с ее окончательным хозяином лигулы вызывает повышенную смертность плотвы, обострило как внутривидовую, так и межвидовую конкуренцию среди рыб; в результате в озере появились урожайные и неурожайные поколения с годичными флюктуациями в 300 %. В то же время смертность, вызванная лигулой, не зависит от плотности ее популяции и не регулирует численность паразита,[4] она только способствует заражению им рыбы. Максимальная зараженность плотвы лигулой равна 30 %, но обычно оказывается ниже 3 %. Поэтому влияние паразита на смертность хозяина незначительно и не сопоставимо с размахом численности отдельных возрастных классов в 300 %. Из остальных 5 изученных в озере паразитов рыб два, не считая лигулы, проникали в него в период, когда велись исследования. Численность популяций всех этих видов очень колеблется. Численность одного из них настолько снизилась, что в пробах его перестали обнаруживать. Возможно, что он вообще выпал из паразитофауны. Ни один из найденных видов, по-видимому, не может влиять на смертность хозяина (Kennedy, 1984a) и какого-либо регуляторного механизма, влияющего на численность их популяций, выявить не удалось. Не выявлена также какая-либо периодичность в колебании численности компонентов паразитарной системы, а уровень зараженности паразитами, по-видимому, зависит от процессов, связанных с особенностями заражения. Данные о колебании численности паразитов, скорее, свидетельствуют в пользу нестабильности и несбалансированности изученных паразитарных систем.

Особенностью паразитофауны рыб озера являются ее изменения, создающие впечатление динамичности процессов. Они вызваны тем, что три из упомянутых 6 видов проникли впервые в озеро в период 12-летних исследований. Из трех исходных паразитов численность популяции одного то возрастала, то снижалась; численность другого снизилась настолько, что его в пробах перестали находить, а последний совсем исчез. Лишь один из них, по-видимому, может влиять на численность хозяина, но это влияние незначительно по сравнению с другими факторами. Скорее всего, популяции этих видов не регулируются и не осуществляют регуляторных функций в отношении численности хозяина. Все виды рыб оказались непосредственно или опосредованно под воздействием лигулы, и занос этого паразита его окончательным хозяином — поганкой привел к заметному изменению исходных паразитарных систем; но влияние других факторов на популяции рыб, по-видимому, гораздо сильнее, чем влияние на них паразита. При проведенных исследованиях не удалось установить какой-либо разницы в восприимчивости отдельных особей рыб к заражению и какой-либо генетической разнокачественности в популяциях паразитов. При отсутствии регуляторных функций последних трудно предположить, что они оказывают какое-либо селекционное воздействие на популяции хозяев. Поэтому все рассмотренные паразитарные системы подкрепляют мнение Прайса (1980) о важной роли, которую играют заносимые виды и процессы, связанные с их передачей, а также о существовании популяций паразитов в несбалансированном состоянии.

Антропическое воздействие на экосистемы. Исследования, сопоставимые с таковыми на оз. Слептон по количеству материала и длительности наблюдений, нам неизвестны. Поэтому невозможно установить, типичны или нет выявленные изменения в популяциях паразитов. Стабильность таковых была установлена в течение ряда лет в некоторых водоемах (Kennedy, Rumpus, 1977), но в других они были несбалансированными (Kennedy, 1984b). Изменения в данном озере, особенно вызванные деятельностью человека, не носят нетипичный характер. В настоящее время установлено, что многие озера находятся под антропическим воздействием в течение последних 5000 лет и что оно значительно усилилось за последнее столетие (Pennington, 1978). Эвтрофикация, например, в настоящее время превратилась в широко распространенное и глобальное явление. По существу все пресные водоемы в большей или меньшей степени затронуты человеческой активностью (Goudie, 1981). Это выражается в создании водохранилищ и зарегулировании рек, в сбросе подогретых вод и органических веществ, в изъятии воды и постройке каналов, а также в промысле рыб. Только сейчас в полной степени выявлено это антропическое воздействие. По-видимому, в Европе нет теперь ни одного водоема, оставшегося в исходном состоянии и вне этого воздействия. Поэтому представляется важным подчеркнуть, что как раз наиболее им затронутыми являются те водоемы, в которых производились паразитологические исследования, например оз. Бала и Онтарио, реки Рейн и Рона и др. К тому же наравне с вышеперечисленными типами воздействия многие водоемы перестали быть замкнутыми из-за постройки каналов, зарыбления, а также изменений миграционных путей птиц. Несомненно, все эти явления приводят к смешению генофондов; все труднее и труднее будет обнаружение локальных генофондов паразитов.

---

[4] Это утверждение автора не может быть вполне правильным. Польскими и советскими паразитологами показано, что смертность рыб, вызываемая паразитами, наблюдается на их первых этапах развития. Кеннеди исследовал уже взрослых рыб.

Воздействие человека часто приводит также к резким изменениям условий существования, приводящим, как видно на примере оз. Слептон, к изменениям фауны. Степень таких изменений в свою очередь может объяснить, почему потенциальная возможность регуляции популяций паразитов так часто остается нереализованной и почему создается впечатление, что паразиты в природных условиях существуют в несбалансированном состоянии. Нестабильность и быстрые изменения в окружающей среде приводят к нестабильности популяций как хозяина, так и паразита и к несбалансированности паразитарных систем в целом. Очевидно, пресные водоемы не могут быть идеальным местом для установления стабильности и регулируемости популяций, равновесного состояния и изолированных генофондов.

Однако и в естественных, ненарушенных и незатронутых антропическим воздействием пресноводных экосистемах, если таковые и сохранились, численность паразита и хозяина, их генетические и селективные особенности и характер распределения взаимодействуют очень сложно: трудно анализировать эти взаимоотношения и вычленить отдельные компоненты. По-видимому, популяции паразитов лишь потенциально гомостатичны и могут быть сбалансированы, как это имеет место при их моделировании или в эксперименте. То, что это приводит к ко-эволюции паразита и хозяина, вытекает из явления специфичности, образования рас и штаммов, а также из эндемичности. Легко предположить существование паразитов, оказывающих селективное воздействие на хозяев, что приводит к генетическим изменениям хозяина и соответственно к изменениям популяции паразита. Все же необходимость упрощения моделей с тем, чтобы выявить основные принципы и потенции, приводит часто к их противоречию с тем, что наблюдается в природных системах, которые всегда гораздо сложнее и, как это мы предполагаем, нестабильны сами по себе. Это вовсе не означает, что выводы, основанные на моделировании и полученные в природных условиях, всегда противоречивы и не сопоставимы: эти различия можно понять, учитывая задачу и возможности исследования. Если условия, заложенные в моделировании системы, существуют и в природе, многие популяции паразитов будут вести себя, как показывает эксперимент, и существовать в равновесном состоянии, что иногда и наблюдается; однако в условиях, существующих в современных пресноводных экосистемах с их резкими изменениями, все говорит против возможности существования стабильности популяций паразитов.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Как было отмечено во введении, сейчас самое время сделать остановку в популяционных исследованиях паразитов. На это есть свои причины. В настоящее время становится яснее, чем это было 10 лет тому назад, что все паразиты способны регулировать свои популяции и быть в равновесном состоянии. Немного известно и о том, что происходит с природными их популяциями и почему возникают противоречия между теорией и эмпирическими данными. Сейчас гораздо легче сформулировать то, что нам необходимо познать и установить, какие параметры должны быть исследованы и измерены. При моделировании нужно его усложнять, включать в него климатические данные и другие изменения окружающей среды, т. е. оно должно приблизиться к современному состоянию экосистем. Это будет проходить медленно и с преодолением трудностей. Одновременно необходим сбор большого количества данных и их лучшее качество в полевых условиях и в соответствующих лабораторных опытах.

В частности, необходим сбор количественных данных по плодовитости паразита, позволяющих судить, насколько плодовитость зависит от интенсивности заражения и от других факторов; необходимо определение основных репродуктивных возможностей. Больше сведений необходимо по смертности паразитов, о роли иммунологических реакций хозяина и их генетической основе, поскольку эти реакции проявляются при определенной интенсивности заражения. Следует гораздо больше знать об элиминации хозяев, вызываемой паразитами, и о том, в какой степени она происходит в природных условиях. Важно установить, способствует ли она дальнейшему заражению или действительно регулирует численность популяции как хозяина, так и паразита. Наконец, нужно знать больше о механизме передачи паразитов и об его роли в природных условиях. Очень важно иметь как экспериментальные, так и количественные полевые данные о прохождении паразитом жизненного цикла на всех этапах его развития, причем во всех хозяевах. Эти данные надо иметь из различных экосистем, не только пресноводных, но и морских, поскольку последние, по-видимому, более стабильны и находятся под более слабым антропическим воздействием. Таким образом, можно получить материалы для сопоставления.

В то же время и в связи с необходимостью разработки мер борьбы нужно гораздо больше знать о распределении паразитов и о факторах, влияющих на него. В частности, нужно больше знать о тех особях хозяев, которые находятся в «хвосте» этого распределения и выносят максимальную интенсивность заражения. Как раз в этой группе особей действуют механизмы, связанные с высокой численностью паразита вне зависимости от того, определяется ли она такими факторами, как плодовитость, смертность или иммунобиологические реакции. Несомненно, именно в этих особях проявляется внутривидовая и межвидовая конкуренция. В случае с рыбами еще неясно, вызывается ли эта высокая интенсивность заражения различной восприимчивостью, т. е. генетической разнокачественностью, или это результат фенотипических различий в механизме передачи паразита. Однако эти особи крайне важны при разработке мер борьбы с паразитами, поскольку изъятие этих особей или антипаразитарная обработка только их может снизить популяцию паразита до допустимых уровней. Сейчас совершенно ясно, что у многих млекопитающих иммунологические реакции генетически обусловлены; для рыб это пока еще не установлено.

Многие из высказанных пожеланий могут быть реализованы лишь лабораторными экспериментами. Это следует подчеркнуть, говоря о важности полевых исследований, но совершенно необходимо расширить число видов, используемых в эксперименте. Изучение гиродактилуса, *Transversotrema* и ихтиофтириуса дало очень ценные данные, показало подход, необходимый при проведении опытов, но все они с разных сторон их биологии не являются обычными паразитами. Они, скорее, были отобраны как удобные объекты при экспериментировании, но подобную информацию надо получить при использовании более типичных паразитов. Результаты наблюдений за природными популяциями должны помочь оценить лабораторные исследования путем получения количественных измерений степени заражаемости, плодовитости и других популяционных показателей. Имеется также сравнительно большое количество опытов, поставленных в полевых условиях с использованием садков и мечения рыб.

Далее совершенно ясна необходимость долговременных наблюдений за популяциями паразитов в природе. Это позволяет изучить паразита во взаимодействии со всеми его хозяевами и как элемент экосистемы, с учетом влияния других паразитов и изменений популяций хозяина на популяцию изучаемого вида. Только такие исследования дадут материал по численности занесенных и вымирающих видов паразитов. В свою очередь только они во многих отношениях явятся лучшей проверкой предположений, основанных на данных моделирования, а их результаты могут быть использованы для необходимого усложнения самих моделей. Только после анализа данных, полученных при подобных исследованиях, можно будет установить, существуют ли популяции паразитов в сбалансированных условиях или нет, а также определить, отличаются ли пресноводные паразитарные системы от морских или наземных в отношении степени их устойчивости и степени антропогенного воздействия.

Что необходимо, так это новый подход к исследованию природных популяций паразита. В настоящее время очень многие полевые наблюдения остаются фактически незавершенными; только сейчас начинают накапливаться данные по основным параметрам популяций паразитов и их хозяев, измерить которых не так уж сложно. Очень много данных, собираемых до настоящего времени, недостаточно доброкачественны или собраны за слишком короткий период. Такой устаревший и несистематизированный подход к сбору материала должен быть заменен другим с целью количественных оценок основных параметров популяции. Моделирование показало, что это за параметры. Если при этом обнаруживается несоответствие между предположениями, основанными на данных моделирования, и фактическими данными, полученными при изучении природных популяций, нужно искать тому причину и проверить возможные объяснения. Для дальнейших успехов популяционной биологии паразитов необходимо, чтобы ученые, занимающиеся моделированием, и биологи, работающие в природных условиях, учились бы друг от друга. Результаты, полученные от обоих направлений, должны быть интегрированы. Только тогда мы начнем понимать закономерности динамики популяций паразитов. Мы еще очень далеки от этого понимания, но когда мы к этому придем, мы должны будем надеяться, что найдется другой В. А. Догель, который сможет синтезировать и интерпретировать для нас весь собранный материал.

Литература

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1941. 288 с.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Изд. 2-е, дополн. Л., 1947. 372 с.

Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962. 364 с.

(Догель В. А.) Dogiel V. A. Allgemeine Parasitologie. — Parasitologische Schriftenreihe, 1963, Bd 16. 523 S.

(Догель В. А.) Dogiel V. A. General Parasitology. Edinbergh—London, 1964. 516 p.

Кеннеди К. Р. Экологическая паразитология. М., Мир, 1978. 230 с.

Кеннеди К. Р. Динамика паразитоценозов в Британских пресноводных экосистемах. — В кн.: Экологические аспекты паразитологии. — Тр. ЗИН АН СССР, 1981, т. 108, с. 9—22.

Aho J. M., Camp J. W., Esch G. W. Long-term studies on the population biology of Diplostomum scheuringi in a thermally altered reservoir. — J. Parasitol., 1982, vol. 68, p. 695—708.

Anderson R. M. Transmission dynamics and control of infectious disease agents. — In: R. M. Anderson, R. M. May (eds.). Population biology of infectious diseases. Dahlem Konferenzen, Springer-Verlag. New York, 1982, p. 149—176.

Anderson R. M., Gordon D. M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. — Parasitology, 1982, vol. 85, p. 373—398.

Anderson R. M., May R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. — J. of Animal Ecology, 1978, vol. 45, p. 219—247.

Anderson R. M., May R. M. Population biology of infectious diseases. — Nature, London, 1979, vol. 280, p. 361—367.

Anderson R. M., May R. M. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. — Phil. Trans. Roy. Soc. B., 1981, vol. 291, p. 451—524.

Anderson R. M., May R. M. Coevolution of hosts and parasites. — Parasitology, 1982, vol. 85, p. 411—426.

Anderson R. M., Whitfield P. J., Mills C. A. An experimental study of the population dynamics of an ectoparasitic digenean Transversotrema patialense: the cercarial and adult stages. — J. of Animal Ecology, 1977, vol. 46, p. 555—580.

Anderson R. M., Whitfield P. J., Dobson A. P. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by the cercariae of Transversotrema patialense. — Parasitology, 1978, vol. 77, p. 189—200.

Crofton H. D. A model of host-parasite relationships. — Parasitology, 1971, vol. 63, p. 343—364.

Crompton D. W. T., Keymer A. E., Arnold W. E. Investigating over-dispersion: Moniliformis (Acanthocephala) and rats. — Parasitology, 1984, vol. 88, p. 317—331.

Gordon D. M., Rau M. E. Possible evidence for mortality induced by the parasite Apatemon gracilis in a population of brook sticklebacks (Culaea inconstans). — Parasitology, 1982, vol. 84, p. 41—47.

Goudie A. The Human Impact. Blackwell, Oxford, 1981. 316 p.

Halvorsen O., Andersen K. The ecological interaction between arctic charr Sal-

velinus alpinus (L.) and the plerocercoid stage of Diphyllobothrium ditremum. — J. Fish Biol., 1984, vol. 25, p. 305—316.

Hamilton W. D. Pathogens as causes of genetic diversity in their host populations. — In: R. M. Anderson, R. M. May (eds.) Population biology of infectious diseases. Dahlem Konferenzen, Springer-Verlag. New York, 1982, p. 269—296.

Hines R. S., Spira D. T. Ichthyophthirius multifiliis (Foquet) in the mirror carp, Cyprinus carpio L. V. Aquired Immunity. — J. Fish Biol., 1974, vol. 6, p. 373—378.

Holmes J. C. Impact of infectious disease agents on the population growth and geographical distribution of animals. — In: R. M. Anderson, R. M. May (eds.). Population biology of infectious diseases. Dahlem Konferenzen, Springer-Verlag. New York, 1982, p. 37—51.

Holmes J. C., Hobbs R. P., Leong T. S. Populations in perspective: community organisation and regulation of parasite populations. — In: G. W. Esch (ed.). Regulation of Parasite Populations. Academic Press, New York, 1977, p. 209—245.

Kennedy C. R. The regulation of fish parasite populations. — In: G. W. Esch (ed.). Regulation of Parasite Populations. Academic Press, New York, 1977, p. 63—109.

Kennedy C. R. The use of frequency distributions in an attempt to detect host mortality induced by infections of diplostomatid metacercariae. — Parasitology, 1984a, vol. 89, p. 209—220.

Kennedy C. R. The dynamics of a declining population of the acanthocephalan Acanthocephalus clavula in eels Anguilla anguilla in a small river. — J. Fish Biol., 1984b, vol. 25, p. 665—677.

Kennedy C. R. Interactions of fish and parasite populations: To perpetuate or genetics and ecology. — Biol. J. Linn. Soc., in press.

Kennedy C. R., Rumpus A. Long term changes in the size of the Pomphorhynchus laevis (Acanthocephala) population in the river Avon. — J. Fish Biol., 1977, vol. 10, p. 35—42.

Keymer A. Population dynamics of Hymenolepis diminuta in the intermediate host. — J. of Animal Ecology, 1981, vol. 50, p. 941—950.

Keymer A., Anderson R. M. The dynamics of infection of Tribolium confusum by Hymenolepis diminuta: the influence of infective stage density and spatial distribution. — Parasitology, 1979, vol. 79, p. 195—207.

Mackiewicz J. S. Caryophyllidea (Cestoidea): evolution and classification. — Advances in Parasitol., 1981, vol. 19, p. 140—206.

May R. M. Introduction. — In: R. M. Anderson, R. M. May (eds.). Population biology of infectious diseases. Dahlem Konferenzen. Springer-Verlag. New York, 1982, p. 1—12.

May R. M., Anderson R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II Destabilising processes. — J. of Animal Ecology, 1978, vol. 45, p. 249—267.

May R. M., Anderson R. M. Population biology of infectious diseases. II. — Nature, London, 1979, vol. 280, p. 455—461.

McCallum H. I. Infection dynamics of Ichthyophthirius multifiliis. — Parasitology, 1982, vol. 85, p. 475—488.

McCallum H. I., Anderson R. M. Systematic temporal changes in host susceptibility to infection: demographic mechanisms. — Parasitology, 1984, vol. 89, p. 195—208.

Pennington W. The impact of man on some English lakes: rates of change. — Polskie Archiwum Hydrobiologii, 1978, vol. 25, p. 429—437.

Price P. W. Evolutionary Biology of Parasites. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 1980. 237 p.

Scott M. E. Reproductive potential of Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea) on guppies (Poecilia reticulata). — Parasitology, 1982, vol. 85, p. 217—236.

Scott M. E., Anderson R. M. The population dynamics of Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea) within laboratory populations of the fish host Poecilia reticulata. — Parasitology, 1984, vol. 89, p. 159—194.

Scott M. E., Robinson M. A. Challenge infections of Gyrodactylus bullatarudis (Monogenea) on guppies (Poecilia reticulata) following treatment. — J. Fish Biol., 1984, vol. 24, p. 581—586.

Usnanski R. L., Nickol B. B. Site selection, growth and survival of Leptorhynchoides thecatus (Acanthocephala) during the prepatent period in Lepomis cyanellus. — J. Parasitol., 1982, vol. 68, p. 686—690.

Эксетерский университет,
Англия

Поступило 20 III 1985

POPULATION BIOLOGY OF PARASITES: PRESENT STATE AND PERSPECTIVES

C. R. Kennedy

SUMMARY

The present state of parasite population biology is reviewed with special reference to parasites of fish. Mathematical models have provided a coherent body of theory which is supported by many laboratory investigations. There is nevertheless some disagreement between predictions based on this theory and data obtained from investigations of natural parasite populations. It is suggested that this is partly due to the oversimplifications and limitations of the models, and partly to the unsystematic approach of many field invesigations and the resulting shortage of data of the right sort. In freshwater habitats disagreement may also be due to the rapid and extensive changes that are taking place in the habitats themselves as a direct consequence of human activities. Future developments should involve models becoming more realistic, and field investigations being conducted in a more systematic and analytical manner in order to obtain quantitative measurments of the essential population parameters.